

УДК 576.895.122.2 : 594.38

© 1991

**РАЗВИТИЕ РЕДИЙ И ЦЕРКАРИЙ *PHILOPHTHALMUS RHIONICA* (TREMATODA) В УСЛОВИЯХ ГОЛОДАНИЯ МОЛЛЮСКА-ХОЗЯИНА****Г. Л. Атаев**

Работа посвящена роли питания моллюсков в развитии партенит и церкарий *Philophthalmus rhionica*. Установлено, что зараженные моллюски *Melanopsis praemorsa* способны не только переносить длительное голодание, но и обеспечивать при этом условия для развития материнских редий — вплоть до отрождения первых дочерних редий. Выяснилось также, что в условиях голодания независимо от зараженности продолжительность жизни моллюсков определяется прежде всего температурой окружающей среды. Длительное голодание моллюсков, содержащих к началу опыта зрелую микрогемипопуляцию партенит, приводит к сокращению количества и размеров продуцируемых ими церкарий. При этом нарушается суточный ритм эмиссии и поведение вышедших личинок.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Все необходимые для своего развития пищевые вещества редии и спороцисты получают от 1-го дефинитивного хозяина. Этим обстоятельством и вызван наш интерес к зависимости развития партенит от интенсивности питания моллюсков. Данная статья является продолжением серии работ, посвященных биологии и развитию личинок и партенит *Philophthalmus rhionica* (Тихомиров, 1980; Добровольский и др., 1983; Атаев, Добровольский, 1990; Атаев, 1991, и др.).

Моллюски *Melanopsis praemorsa* были собраны в реках Западной Грузии: Старая Пичора, Губисцхали, Супса, Рион и их притоках. Затем в лабораторных условиях моллюски заражались мирацидиями *Ph. rhionica* (Тихомиров, 1980; Атаев, 1988). Для получения церкарий моллюски рассаживались в стаканчики объемом 50 мл.

Моллюски контрольной группы регулярно получали корм в виде предварительно отмоченных кленовых и ивовых листьев, а также резаной моркови. В опытной группе животные в течение всего эксперимента не кормились. Конечно, они получали какие-то пищевые вещества в виде обрастания, образованного за счет развития в аквариумах простейших и микроскопических водорослей. Для снижения роли подобных кормовых источников раковины моллюсков и сосуды, где они содержались, ежедневно отмывались от образующейся слизи.

Степень развития партенит определялась при контрольных вскрытиях (по 10 особей). В качестве основных периодов динамики формирования микрогемипопуляции принимались: 1 — образование в теле материнской редии единого для всех эмбрионов схизоцеля; 2 — отрождение первых дочерних редий; 3 — начало процесса расселения — появление партенит в области гепатопанкреаса (материнские и первые дочерние редии локализуются в желудочке сердца и начальных участках главных аорт моллюска); 4 — выход первых церкарий (Атаев, Добровольский, 1990).

Морфология редий изучалась на парафиновых срезах (толщиной 2—4 мкм), окрашенных гематоксилином Эрлиха с последующей подкраской 0.1 %-ным водным раствором эозина. При изучении партенит и адолескарий применялась люминисцентная микроскопия. В качестве люминофоров использовали акридиновый оранжевый, корифосфин, родамин-С и флюоресцеин натрия.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Влияние интенсивности питания хозяина на развитие партенит

Литературных сведений по этому вопросу немного. Например, изучалось воздействие голодания моллюска *Coretus corneus* на состояние паразитирующих в нем спороцист *Astiotrema trituri* (Гинецинская и др., 1976). Установлено, что вначале спороцисты удовлетворяют свои пищевые потребности за счет резервного количества гликогена, расход которого зависит главным образом от температуры окружающей среды. Так, при 30° уменьшение гликогена происходит на 10-й день, при 20° — к исходу третьей недели, а при 4—5° — через 25 дней. И только затем фактор голодания хозяина начинает заметно сказываться на состоянии спороцист: при температуре 18—20° дезинтеграция и гибель эмбрионов, заключенных в партенитах *A. trituri*, происходит на 45—47-е сутки с начала эксперимента, а при более низкой температуре (8—12°) эти явления наступают позднее.

Наше наблюдение за формированием редий *Ph. rhionica* в условиях голодания моллюска проводилось по сходному плану. Но прежде было решено проследить за развитием материнских редий в голодающем хозяине. Для этого в один день 100 моллюсков было заражено по 1 мирацидию. В дальнейшем 50 моллюсков составили контрольную группу, а остальные животные не получали корма в течение всего опыта (95 сут).

Удалось установить, что моллюски способны не только переносить длительное голодание, но и обеспечивать при этом условия для развития материнских редий, вплоть до их размножения (табл. 1). На начальных этапах формирования партенит различия в питании моллюсков сказываются довольно слабо. Так, образование единой зародышевой полости в теле материнских редий контрольной группы зарегистрировано всего на 3 дня раньше, чем у редий опытной группы ( $p < 0.03$ ). Пищевой режим заметно не сказывается также на процессах закладки и формирования первых эмбрионов, дегенерации паренхимы и на динамике роста материнских редий.

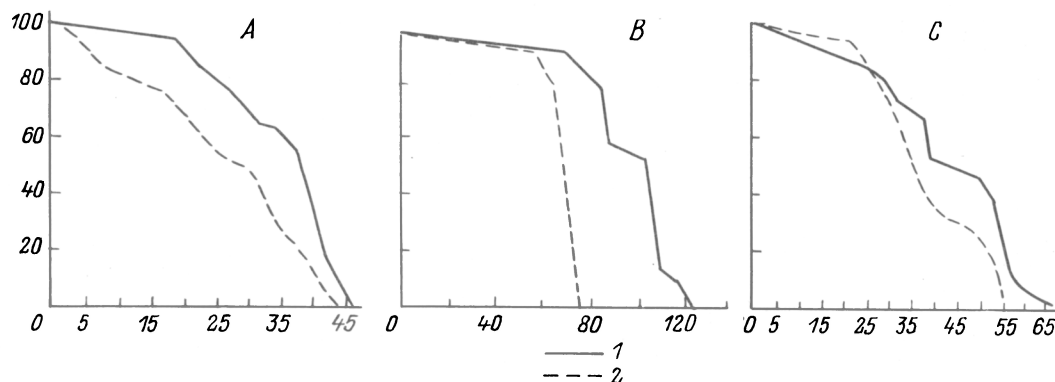
Т а б л и ц а 1

Развитие микрогемипопуляции *Philophthalmus rhionica* в голодающих и контрольных моллюсках

The development of the microgemipopulation of *Philophthalmus rhionica* in starving and control mollusks. In brackets degree-days are shown

Периоды развития микрогемипопуляции	Время с начала опыта (в сутках)	
	опыт	контроль
Образование в теле материнской редии единого для всех эмбрионов схизоцеля	48±0.8 (638)	45±0.4 (580)
Отрождение первых дочерних редий	82±1.4 (1201)	75±1.0 (1069)

П р и м е ч а н и е. В скобках — сумма градусо-суток.



Выживаемость в условиях длительного голодания незараженных (1) и зараженных (2) моллюсков *Melanopsis praemorsa* при разных температурах.  
(A — 29—31°, B — 18—21°, C — 4—6°); по оси абсцисс — время (сутки) с начала эксперимента; по оси ординат — выживаемость (%).

The survival of infected (2) and noninfected (1) mollusks *Melanopsis praemorsa* under conditions of long starvation at different temperatures.

В дальнейшем отставание в развитии партенит, паразитирующих в голодающих моллюсках, увеличивается. Отрождение первых дочерних редий в контроле отмечено уже на 7 дней раньше ( $p < 0.05$ ). Вероятно, причина этого не только в истощении энергетических ресурсов моллюска-хозяина, но и в увеличении пищевых потребностей подрастающих редий. Все это приводит к скорой гибели моллюсков после появления в них первых дочерних редий (через 10—13 сут).

Изучение влияния условий питания хозяина на состояние уже сформированной микрогемипопуляции проводилось с учетом температурного фактора, так как последний является важнейшим регулятором развития редий *Ph. rhionica* (Атаев, 1991). С этой целью 45 зараженных улиток разных размеров (содержащих к началу эксперимента 8-месячную микрогемипопуляцию) были разделены на 3 равные группы. В дальнейшем первая группа содержалась при 29—31°, вторая — при комнатной температуре (18—21°), третья — при 4—6°. Кроме этого, в каждую группу было включено по 15 незараженных улиток. Такая схема опыта дала возможность определить влияние на изучаемую зависимость температурного фактора.

Выяснилось, что в условиях голодания, независимо от зараженности, продолжительность жизни моллюсков определяется прежде всего температурой окружающей среды (см. рисунок, 1; табл. 2). Приведенные данные показывают, что быстрее всего гибнут моллюски, содержащиеся при повышенной температуре. Долше живут улитки, помещенные на время эксперимента в холодную воду. Значительно переживают других представители второй группы. Важно также отметить, что если в первой группе максимальная продолжительность жизни среди незараженных моллюсков всего на 2 дня больше, чем у зараженных, то в третьей — это различие составило 12 дней, а во второй — возрастает уже до 47 сут. Замечено также, что наиболее устойчивыми оказались крупные моллюски, но с понижением температуры выраженность такой закономерности уменьшается (более подробные сведения по этому вопросу будут опубликованы отдельно).

Таким образом, результаты проведенных исследований несколько отличаются от данных, опубликованных Гинецинской с соавт. (1976). Нам также удалось установить строгую зависимость между продолжительностью жизни моллюсков (в условиях голода) и температурой окружающей среды. Но в данном случае это не однозначная зависимость «чем ниже температура, тем больше

Т а б л и ц а 2  
Влияние температуры на продолжительность жизни незараженных и зараженных моллюсков  
*Melanopsis praemorsa* в условиях голодания

Temperature effect on the life longevity in noninfected and infected molluscs <i>Melanopsis praemorsa</i> under conditions of starvation						
Температура	4—6°		18—21°		29—30°	
Зараженность	—	+	—	+	—	+
Средняя продолжительность жизни	44±4 ***	40±3 **	101±4 ***	71±2 *	36±2 *	28±3 ***
Максимальная продолжительность жизни	68	56	125	78	46	44

Примечание. Достоверность отклонения: одна звездочка —  $p < 0.05$ , две —  $p < 0.01$ , три —  $p < 0.001$ .

продолжительность жизни». Как уже сообщалось, максимальная продолжительность жизни зарегистрирована нами при комнатной температуре, а при значительном повышении и понижении температуры длительность выживания сокращается.

Конечно, эти данные не дают основания для более детального анализа влияния температуры на выживаемость голодающих моллюсков, так как эксперименты проводились только в трех температурных режимах. Тем не менее результаты изучения влияния температуры на биологию моллюсков *M. praemorsa*, полученные ранее (Атаев, 1991), позволяют предположить, что небольшое охлаждение (до 12—15°) приведет к увеличению их жизнеспособности.

Во всех случаях в течение эксперимента отчетливо прослеживается тенденция к сокращению численности партенит. В то же время при вскрытии всегда можно найти большое количество молодых дочерних редий. Но этот факт свидетельствует не столько об увеличении интенсивности размножения партенит, сколько о замедлении их развития. Скорость формирования герминального материала заметно снижается. Кроме того, было замечено, что голодание хозяина приводит к уменьшению размеров выходящих из него церкарий. Отмеченное снижение количества и максимальных размеров эмбрионов и является причиной уменьшения размеров самих редий, так как покровы последних способны к заметному сокращению за счет образования многочисленных складок (Атаев, 1988).

К концу эксперимента во всех группах основная масса партенит по-прежнему обитает в области гепатопанкреаса. В то же время часть молодых редий можно обнаружить в таких участках организма моллюска-хозяина, где в норме они, как правило, не встречаются: в полости перикарда (снаружи сердца или на пленке перикарда), в складках ктенидия. В конце концов редии наносят моллюску столь значительные повреждения, что последний часто погибает не от полного истощения, а от патологических изменений различных структур и функций организма (особенно это заметно при повышенной температуре).

Такое предположение подтверждается результатами следующего опыта. Зараженные моллюски (30 особей) не кормились в течение 60 дней (температура воды во время эксперимента составляла 20—23°). За это время погибло 10 моллюсков. В дальнейшем оставшиеся 20 улиток вновь стали регулярно получать корм. Тем не менее в течение последующих 30 дней наблюдалась гибель 14 моллюсков, а еще через 40 сут зарегистрирована гибель последнего моллюска.

Результаты вскрытий погибших улиток позволяют утверждать, что редии, как правило, переживают своих хозяев (на 1—4 ч, в зависимости от температуры), причем в последнюю очередь погибают самые молодые дочерние редии. При вскрытии только что погибшего моллюска также обнаруживается большое количество церкарий, не закончивших своего эмбрионального развития. Они имеют небольшие размеры и не способны к инцистированию. При помещении

Т а б л и ц а 3

Результаты изучения влияния длительного голодания моллюска-хозяина на количество продуцируемых им церкарий

The results of the influence of long starvation of mollusk-host on the number of cercariae produced by them

Высота раковины (мм)	Количество церкарий, выпущенных за 4 сут			
	перед опытом	на 32—36-е	на 55—59-е	на 66—70-е
17	193±10	39±3	28±2	11±2
18	221±7	55±4	39±4	34±2
19	216±25	47±1	32±2	23±1
20	345±11	111±7	88±4	70±2
21	304±27	138±12	106±13	91±7
$\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$	256±29	78±18	57±16	46±14

в воду такие личинки обычно скапливаются на дне. В схизоцеле погибших редий обнаруживаются только зародышевые шары и эмбрионы церкарий, находящиеся на самых ранних этапах дифференцировки.

Проделана также попытка изучения выживаемости голодающих моллюсков, зараженных двумя видами партенит. Для этого были использованы животные, спонтанно зараженные в природных условиях спороцистами *Mesostephanus apendiculatus* (Cyathocotylidae). В лабораторных условиях они заражались 3—4 мирацидиями *Ph. rhionica*. К сожалению, удалось провести экспериментальное наблюдение только при 30°. Гибель моллюсков зарегистрирована на 17(±2)-е сутки с начала опыта ( $p < 0.01$ ,  $n = 15$ ). Это на 10 сут быстрее, чем у зараженных только партенитами *Ph. rhionica*, и в 2 раза быстрее, чем у незараженных моллюсков.

#### Влияние интенсивности питания хозяина на церкарий

Длительное голодание моллюска приводит к заметному сокращению количества продуцируемых им личинок (табл. 3). Тем не менее и в этих условиях зараженные моллюски до самой гибели продолжают выпускать некоторое количество церкарий. Однако если в норме массовый выход церкарий определяется условиями освещения (Атаев, 1988), то теперь личинки начинают покидать хозяина по мере созревания. Было высказано предположение, что в условиях пищевого дефицита партениты уже не могут обеспечить церкарий необходимым количеством резервных углеводов.

Оказалось, что личинки, продуцируемые моллюском, голодавшим в течение 2 мес., окрашиваются жидкостью Люголя так же, как и в норме. Но размеры

Т а б л и ц а 4

Размеры церкарий *Philophthalmus rhionica* (мкм) после анестезирования нагреванием

The sizes of cercariae *Philophthalmus rhionica* (mkm) after heating anaesthesia. Own data illustrate the experimental study of the influence of 60-day starvation of mollusks on the sizes of larvae produced by them

Показатели	По Оленеву, Добровольскому, 1975	Собственные данные	
		до опыта	после опыта
Длина тела	540—600	570—610	490—530
Ширина тела	100—120	100—130	90—110
Длина хвоста	380—430	390—430	380—420
Ширина хвоста	40—50	40—50	40—45

П р и м е ч а н и е. Собственные данные — влияние 60-дневного голодания моллюсков на величину продуцируемых ими личинок.

их заметно уменьшились, в первую очередь за счет сокращения величины туловищного отдела тела (табл. 4).

Заметно изменяется и поведение церкарий. Они малоактивны и скапливаются на дне сосуда. Часть из них инцистируется, но большинству это не удается, и они погибают через 9—11 ч после выхода. Образовавшиеся адолескаррии обладают небольшими размерами и более тонкой, чем обычно, оболочкой. Судя по уменьшению интенсивности красного свечения (после окраски акридиновым оранжевым), сокращается и количество составляющих цисту кислых мукополисахаридов.

#### Список литературы

- Атаев Г. Л. Развитие и биология личинок и партеногенетических поколений трематод *Philophthalmus rhionica* Tichomirov, 1976: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1988. 16 с.
- Атаев Г. Л. Влияние температуры на развитие и биологию редий и церкарий *Philophthalmus rhionica* Olenov, Tichomirov, 1976 (Plathelminthes, Trematoda) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 4. С. 349—359.
- Атаев Г. Л., Добровольский А. А. Динамика размножения микрогемипопуляции партенит трематод *Philophthalmus rhionica* Olenov, Tichomirov, 1976 // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 6. С. 499—508.
- Гинецинская Т. А., Галкин А. К., Долинина Т. К. Воздействие голодания на состояние моллюска-хозяина и на паразитирующих в нем спорозист трематод // 11-й Всес. симпоз. по болезням и параз. водн. беспозв. Л.: Наука, 1976. С. 17—18.
- Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. ЛОЕ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 166 с.
- Тихомиров И. А. Жизненный цикл *Philophthalmus rhionica* sp. nov. (Trematoda: Philophthalmidae): Автореф. дис. . . канд. биол. наук. Л., 1980. 20 с.

Институт эволюционной физиологии  
и биохимии АН СССР,  
Ленинград

Поступила 18.05.1990

---

#### THE DEVELOPMENT OF REDIAE AND CERCARIAE OF PHILOPHTHALMUS RHIONICA OLENEV, TICHOMIROV, 1976 (TREMATODA) UNDER CONDITIONS OF STARVATION OF MOLLUSK-HOST

G. L. Ataev

*Key words:* mollusk, redia, cercaria, starvation, microgempopulation

#### SUMMARY

Infected mollusks *Melanopsis praemorsa* are able to endure not only long starvation but provide also special environment for the maternal redia development up to the emergence of daughter redia. At the beginning the mollusk-host affects chiefly the speed of the maternal redia development. Thus, the process of reproduction in starving mollusks was observed a week later than in control ones, which were regularly fed during the experiment. But the development of microgempopulation under the conditions of host starvation does not go on. No cercariae were recorded in starving mollusks and soon after the emergence of daughter rediae snails die.

It was found out that under the conditions of starvation the mollusk's life span is determined first of all by the temperature of the environment, irrespective of the infection rate. The maximum value of life duration is recorded at a room temperature, and life duration is reduced with a significant increase or decrease in temperature.

A long starvation of mollusks, having at the beginning of the experiment a mature microgempopulation of rediae, leads to a noticeable reducing in the number and sizes of cercariae produced by them. At the same time the daily rhythm of emission and behaviour of larvae are broken.

---